

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden.

Von stud. med. **Berthold Hatschek.**

(Mit 1 Tafel.)

Vorliegende Arbeit bildet eine Fortsetzung der in meiner Inauguraldissertation¹ niedergelegten Untersuchungen über Entwicklung der Arthropoden. Sie zerfällt in zwei Theile; im ersten Theile wird die Entwicklungsgeschichte des Centralnervensystems von *Lumbricus rubellus* beschrieben, im zweiten eine morphologische Vergleichung des Central-Nervensystems der Anneliden und Wirbelthiere durchzuführen gesucht.

I.

Die erste Anlage des Nervensystems findet man bei *Lumbricus* an solchen Embryonen, in deren vorderen Segmenten schon Segmentalorgane sich entwickeln, als eine vor dem Mundwulste gelegene Verdickung des Ectoderms (Scheitelplatte).²

Bald beginnen von den Seitentheilen der Scheitelplatte aus zwei strangförmige Verdickungen des Ectoderms sich nach hinten zu den Seiten des Mundes bis in die vorderen Segmente auszu dehnen, wo sie zu beiden Seiten der Mittellinie liegen. Mit der Weiterentwicklung der nächstfolgenden Segmente erstrecken

¹ Meine Inauguraldissertation: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidoptera, Beobachtung und Reflexion“, Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften XI. Bd., ist im Drucke befindlich.

² Trotzdem Semper, gestützt auf seine Beobachtungen der Knospungsvorgänge, die Existenz einer Scheitelplatte so entschieden in Abrede stellt. Ebenso erweist sich seine Ableitung des Bauchstranges aus 2 Keimblättern als falsch. Vergl. Vorrede zu „Semper's Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere“ so wie eine vorl. Mitth. in den „Verh. d. phys. medic. Gesellschaft, Würzburg 1876“.

sich diese Stränge (Seitenstränge oder Medullarplatten) weiter nach rückwärts. Zwischen den beiden Strängen bilden die Ectodermzellen eine seichte Rinne, die sich später vertieft und endlich einstülpt. Ihre Wände bilden dann den mittleren Theil des Bauchstranges, welcher sich alsbald vom oberen Blatte absehnirt, nachdem das obere Schlundganglion schon früher vollkommen zur Sonderung gekommen ist. Während dieser Process in den vorderen Segmenten vor sich geht, ist das Nervensystem in den hinteren Segmenten noch auf einem früheren Stadium zu finden, in den hintersten Segmenten sind noch nicht einmal die Seitenstränge gebildet. Der hinterste Theil des Keimstreifens aber zeigt noch den einfachen Bau des ungegliederten Embryo und bringt immer neue Segmente zur Entwicklung.

Wir wollen einige Querschnitte durch das Ectoderm eines solchen Embryo betrachten, an welchem das obere Schlundganglion gebildet ist und in dessen vorderen Segmenten sich der Bauchstrang bereits eingestülpt und abgesehnirt hat. Von hinten nach vorne vorschreitend werden wir alle Stadien der Absonderung des Nervensystems beobachten können.

Fig. 2 zeigt uns einen Querschnitt aus der hinteren Hälfte des Embryo, wo die Seitenstränge zur Sonderung gekommen sind; in der Mittellinie sind dieselben durch eine Reihe von Zellen verbunden, welche den Boden der Medullarrinne bildend nach aussen noch von zwei platten, flimmernden Zellen bedeckt sind.

Fig. 3 ist einem Schnitte aus der Mitte des Embryo entnommen, der also durch ein mehr nach vorne gelegenes, älteres, weiter entwickeltes Segment geführt ist. Die platten Flimmerzellen der Medullarrinne wurden wahrscheinlich abgestossen, diese hat sich unter entsprechender Lageveränderung der Seitenstränge bis zur Einstülpung vertieft.

Fig. 4 ist ein Schnitt aus dem vorderen Drittheil des Embryo. Das Medullarrohr hat sich auch in der Mittellinie von dem Ectoderm gesondert. Das Einstülpungslumen bleibt unter der über das Nervensystem geschlossen hinweggehenden Hautschichte nach oben (im Sinne der Zeichnung) schlitzförmig offen.

Fig. 5, ein Schnitt aus einem der vordersten Segmente, zeigt uns, dass die Zellen der Haut dort, wo sie das Nervensystem bedecken, Flimmerhaare zur Entwicklung gebracht haben.

Wenn die Einstülpung in der ganzen Länge des Embryo vollendet ist, bildet der Bauchstrang ein nach vorne bis zum Munde sich erstreckendes Medullarrohr. Die von den Seitensträngen abgeleiteten Seitentheile desselben gehen hier in die Schlundcommissur direkt über. Dieses Verhalten bleibt noch lange unverändert bestehen.

Fig. 6 stellt einen Querschnitt durch den Bauchstrang aus einem der vordersten Segmente eines viel weiter entwickelten Embryo dar. Wir sehen hier schon zwischen Bauchstrang und äusserem Epithel die Leibesmuskulatur eingeschoben. Das schlitzförmige Einstülpungslumen ist noch immer vorhanden. An dem inneren Ende des Schlitzes sehen wir eine kleine Erweiterung, die sich segmentweise wiederholt. In den Seitentheilen des Bauchstrangs, an einer bestimmten Stelle ¹, liegen in einer lichten Substanz dunkler gefärbte Zellen (Carminfärbung), die durch auswachsende Fortsätze die ersten Nervenfasern zur Entwicklung bringen. Unterhalb des Centraleanals treten so die ersten Querfaserstränge auf.

Die Differenzirung des Bauchstranges zur Ganglienkette erfolgt erst als einer der spätesten Entwicklungsprocesse.

II.

Die in Vorhergehendem geschilderte Entwicklung des Bauchstranges von *Lumbricus* schliesst sich an die von mir bei den Insecten beobachteten Vorgänge an, und es wurden hierdurch die in meiner ersten Arbeit ausgesprochenen Vermuthungen bestätigt.

Diese Thatsachen werden, wie ich glaube, diejenigen Forscher, welche sich für eine Homologisirung des Nervensystems der Anneliden und Wirbelthiere ausgesprochen haben, in ihrer Ansicht bestärken; die Gegner dieser Anschauung aber können auch diese Vorgänge für Analogien halten. Und es ist auch in der That nothwendig viele andere Fragen in Betracht zu ziehen, um hier die Begriffe klarzulegen.

¹ Vergl. das Auftreten der Längsfaserstränge bei den Insecten (meine Dissertation) und bei *Astacus* (Bobretzky, Russische Abhandlung über Entwicklungsgesch. der Arthropoden, Kiew, 1873).

Ich werde in Folgendem eine Reihe von Fragen, die mir hier von Wichtigkeit scheinen, zu erörtern suchen und mich dabei zum Theil auf eigene Beobachtungen beziehen.

Die morphologische Bedeutung der Begriffe Bauch und Rücken wurde in letzter Zeit vielfach und mit Recht bestritten. Die Consequenzen der Darwin'schen Ideen, welche so vielen unklaren Begriffen und unbewussten Homologisirungen ein Ende gemacht haben, machen sich auch hier geltend. Um über die Axen und die Homologie der Körperseiten der bilateralen Thiere uns zu orientiren, müssen wir auf die frühesten embryonalen Stadien zurückgehen und die ontogenetische Entstehung des bilateralen Baues verfolgen. Das vielbesprochene Gastrulastadium wird wohl mit Recht auf ein radiär gebautes phylogenetisches Stadium der bilateral symmetrischen Thiere bezogen¹. Von diesem Stadium wollen wir in der folgenden Betrachtung ausgehen und vor allem die Schicksale des Gastrulamundes und deren Bedeutung für die Orientirung über die Körperaxen erörtern.

Nach den meisten Beschreibungen wird der Gastrulamund im Verlaufe der Entwicklung immer kleiner, um endlich ganz zu verschwinden oder nach einigen Angaben in den Mund (*Lumbricus*)² oder After (*Astacus*)³ oder endlich in eine als Verbindung

¹ Bei sehr vielen Thieren, besonders mit inäquater Furchung, sind an der Gastrula, selbst schon der Blastosphaera, ja sogar schon an den ersten Furchungsstadien die 3 Körperaxen nachzuweisen. Trotzdem die Gastrula in vielen Fällen als radiär beschrieben wurde, scheint es doch wahrscheinlich, dass die Bilaterie von viel früheren Stadien an bei allen Bilaterien auftritt, wenn sie auch wegen der Schwierigkeit der Beobachtung in den meisten Fällen übersehen wurde.

² Kowalewsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie Imp. de St. Pétersbourg, VII. Serie T. XVI., Nr. 12.

³ Bobretzky, Russische Abhandl. über die Entwickl. der Arthropoden, Kiew, 1873. Vergl. auch in der Abhandlung Häckels: „Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere, Jenaische Zeitschr. f. Nat., Bd. IX., Taf. XXIII. — Durch neuere Untersuchungen Reichenbach's (Ueb. d. Entwicklungsgesch. d. Flusskrebse, vorläufige Mittheilung. Centralbl. f. med. Wissensch. 1876, Nr. 41.) wurden die Angaben dieser Forscher berichtigt. Der Gastrulamund schliesst sich vollständig, After und Hinterdarm entstehen secundär durch Einstülpung von Ectoderm.

zwischen Medullarrohr und Darmrohr eine Zeit lang persistierende Öffnung (Ascidien und Wirbelthiere)¹ überzugehen.

Diesen mannigfaltigen Angaben stehen wir bis jetzt ziemlich rathlos gegenüber. Ich will es versuchen, gestützt auf einige Beobachtungen und Vergleichung bekannter Thatsachen, die Schliessung des Gastrulamundes auf ein gemeinschaftliches Princip zurückzuführen.

Die Schliessung des Gastrulamundes lässt sich am leichtesten bei solchen Thieren beobachten, welche bei sehr inäqualer oder partieller Furchung eine scheibenförmige Gastrula zur Entwicklung bringen, die, um sich zu schliessen, langsam den ganzen Nahrungsdotter umwachsen muss.

Um die Verhältnisse dieser Umwachsung bei Anneliden und Wirbelthieren zu vergleichen, habe ich Zeichnungen über die Entwicklung von *Clepsine* nach Robin² und von *Salmo* nach His³ copirt und hier zusammengestellt. *Salmo*, Fig. 8, 9, 10, 11, 12. *Clepsine*, Fig. 13, 14, 15, 16.

In beiden Fällen verwächst der Gastrulamund, indem sich seine Ränder längs einer Linie aneinanderlegen, welche der Mittellinie der späteren Neuralseite des Thieres entspricht. Wir wollen diese Linie als Gastrularaphe bezeichnen. Die Uebereinstimmung ist aus den Zeichnungen so leicht ersichtlich und die Homologie des in beiden Fällen durch Verwachsung der Randwülste entstandenen Keimstreifens so klar, dass ich glaube hierüber weiterer Worte sparen zu dürfen. Doch wir müssen auch solche Fälle in Betrachtung ziehen, wo eine mehr ursprüngliche (primäre) Form, eine Invaginationsgastrula auftritt. Die bisher-

¹ Hierüber sind die Literaturangaben zu finden in der Abhandlung Kowalewsky's „Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amph. lane. Archiv f. mikr. Anatomie XIII. Bd., pag. 195.

² Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées, Mémoires de l'Académie des sciences de l'institut de France, Tome XL., Pl. XV., Fig. 279, 283, 288, 291. — Ich hätte hier ebensogut die Abbildungen des von Kowalewsky so genau untersuchten *Euae.es* wählen können (siehe K. Entw. der Würmer und Arthr. I. e., Taf. III.), doch lassen die hier vorliegenden eine bessere Übersicht zu.

³ His in Zeitschr. für Anatomie und Entwicklungsgeschichte I. Bd., 1. Heft.

gen Beobachtungen lassen uns hier beinahe gänzlich im Stiche. Ich habe aber selbst Beobachtungen an einer *Lumbricus*-Species¹ gemacht, die hier von Wichtigkeit sein dürften. Bei diesem *Lumbricus* befinden sich am vorderen Rande des noch weit offenen Gastrulamundes 3 Ectodermzellen, welche alle anderen Zellen des Embryo an Grösse übertreffen. Hierdurch ist man im Stande sich über die Lageverhältnisse des Embryo sehr leicht zu orientiren. Die Verwachsung des Gastrulamundes erfolgt nun, wie sich hier gut beobachten lässt, in der Mittellinie der späteren Neuralseite, von hinten nach vorne vorschreitend, so dass endlich als letzter Rest desselben der Mund übrig bleibt, der nach vorne noch immer von den 3 grossen Ectodermzellen begrenzt wird.

Kowalewsky² hat auch bei *Lumbricus rubellus* beobachtet, dass die Einstülpung am hinteren Ende des Embryo schneller vor sich geht.

Auch bei *Lumbricus* also, dessen Gastrulabildung mir ziemlich unverfälscht (primär) scheint, sehen wir, dass der Gastrulamund sich längs der Mittellinie der späteren Neuralseite schliesst, und nur sein vorderster Rest in die embryonale Mundöffnung (später innere Oeffnung des Oesophagus) übergeht.

Eine ganz ähnliche Beobachtung hat Bütschli bei Nematoden³ gemacht; dasselbe Princip lässt sich bei der Gastrulabildung des *Hydrophilus*⁴ nachweisen. Dass dieser Vorgang bei so vielen Fällen von Invaginationsgastrula noch nicht beobachtet ist, darf uns nicht Wunder nehmen, da hiezu die genaueste Beobachtung und specielle Rücksichtnahme auf diese Frage nöthig ist.

¹ Ich hoffe demnächst die Entwicklungsgeschichte dieses merkwürdigen Regenwurmes zu veröffentlichen, die in vielen Punkten von der Entwicklung des *Lumbricus rubellus* abweicht. Die Fig. 7 des vorliegenden Aufsatzes ist dieser bisher noch nicht untersuchten Entwicklungsgeschichte entnommen. Da mir die betreffende Literatur nicht zur Verfügung stand, habe ich die Species noch nicht bestimmen können.

² Kowalewsky, Embr. Stud. an Würmern u. Arthr. etc. pag. 22.

³ Bütschli, zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*, Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875. Bd. XXVI, pag. 103.

⁴ Kowalewsky l. c., pag. 32.

Nachdem wir nun die ursprünglichere Art der Gastrulaschliessung bei *Lumbricus* kennen gelernt haben, wollen wir sie mit der oben erwähnten verlangsamtten Schliessung bei *Clepsine Euaves* und *Tubifex* vergleichen und die Hauptunterschiede beider Bildungsweisen ins Auge fassen.

Der wesentlichste Unterschied besteht darin, dass die Schliessung des Gastrulamundes bei der *Amphigastrula* von *Clepsine* und *Euaves*, umgekehrt wie die bei *Lumbricus*, von vorn nach hinten vorschreitet, und dass die innere Oesophagusöffnung secundär entsteht.

Der Beginn der Schliessung am Vorderende ist leicht zu erklären. Im Rande des Gastrulamundes, dem Randwulste, kommt das mittlere Keimblatt zur Entwicklung; durch Verwachsung der beiderseitigen Randwülste längs der Mittellinie entsteht der Keimstreifen. Da nun die Entwicklung der Mesoderm-Gebilde im vorderen Theile des Randwulstes am schnellsten vorschreitet und die ersten Ursegmente bildet, — was bei der primären Entwicklung des *Lumbricus* lange nach der Schliessung des Gastrulamundes am Keimstreifen vor sich geht, — so wird hiedurch die Nothwendigkeit der Schliessung zuerst am Vorderende bedingt. So geschieht es, dass am vorderen Ende der Keimstreifen sich geschlossen hat und dort schon Segmente zur Entwicklung kommen, während die hinteren Theile des Embryo noch lange durch den Randwulst repräsentirt sind und die Schliessung des letzten Restes des Gastrulamundes erst später dort erfolgt, wo nachher das hinterste Ende des Bauchstranges sich bildet.

Die secundäre Bildung der inneren Oesophagusöffnung steht in directem ursächlichen Zusammenhang mit den geschilderten Vorgängen.

Dieselben Verhältnisse des Keimstreifens zu dem Randwulste, welche wir bei den Anneliden kennen gelernt haben, wurden von Kowalewsky bei *Acanthius*¹, von His bei *Salmo*² beschrieben.

¹ Schriften der Naturforschergesellschaft in Kiew, Bd. I., 1869.

² Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Band I. 1. Heft, 1875.

Es scheint mir wahrscheinlich, dass diese secundären Vorgänge, weil sie denen der Anneliden vollkommen entsprechen und unter denselben Bedingungen — Verlangsamung der Schliessung des Gastrulamundes durch den Nahrungsdotter und Beginn der Segmentbildung im Vorderende — auftreten, auch auf denselben primären Entwicklungsmodus zurückzuführen seien.

Ich glaube, dass sich die Entwicklungsvorgänge der anderen Wirbelthiere auf die bei *Acanthias* und *Salmo* beschriebene Keimstreifenbildung zurückführen lassen werden, und dass von diesem Gesichtspunkte aus viele bisher dunkle Punkte (Bildung des mittleren Blattes, Axenstrang) sich aufklären werden.

Selbst bei den Säugethieren wurde neuerdings die randständige Entwicklung des Embryo (Keimstreifen) an der Keimscheibe entdeckt und gerade hier ist die Primitivrinne — welche wahrscheinlich nichts anderes als die verwachsende Gastrulanath ist — von der Rückenrinne, welche an derselben Stelle später auftritt und die Bildung des Medullarrohres einleitet, leicht auseinanderzuhalten (Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Zweite Auflage, 1876, und Hensen, Beobacht. über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens in Zeitsehr. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte, Bd. I., pag. 214).

Wenden wir uns nun einer anderen Frage zu, der Frage über die morphologische Bedeutung der Mundöffnung und des Oesophagus bei den Anneliden und Wirbelthieren.

Wie oben auseinandergesetzt wurde, ist der Mund des *Lumbricus*-Embryo der Rest der Einstülpungsöffnung. Der Oesophagus entsteht durch Einstülpung vom Ectoderm her und der ursprüngliche Mund des Embryo wird zur inneren Oeffnung des Oesophagus¹. Der Oesophagus ist nach Bildung der Keimblätter das älteste Organ der Anneliden². Auch bei *Clepsine* und *Tubifex*

¹ Kowalewsky, Embr. Stud., l. c., pag. 23.

² Derselbe ist wahrscheinlich dem Oesophagus aller Bilaterien homolog (mit Ausnahme der Wirbelthiere); widersprechend bei dieser Annahme ist die Angabe Bütschli's l. c. über die Entwicklung des Oesophagus bei *Cucullanus elegans* aus dem inneren Blatte.

entsteht die Mundwulst und Ösophagus schon vor der Schliessung der Randwülste (Fig. 13).

Die weitere Reihenfolge der Organentwicklung ist nach meiner Beobachtung folgende:

Segmentbildung.

Leibeshöhle.

Die ersten Längs-Muskelfasern, Segmentalorgane und Borstenscheiden in den vorderen Segmenten.

Scheitelplatte.

Seitenstränge (Medullarplatten) in den vordersten Segmenten.

Einstülpung des Bauchstranges und Blutgefässbildung.

Bei den Wirbelthieren folgt auf eine ähnliche lange Reihe von Organentwicklungen erst die Entstehung des Mundes und der Kiemenspalten. Dies schon muss zu dem Schlusse führen, dass der Mund der Wirbelthiere, ein so spät entwickeltes Organ, nicht demjenigen der Anneliden homolog sein kann.

Hierauf hat zuerst Dohrn¹ hingewiesen und erörtert, dass der Mund der Wirbelthiere den Kiemenspalten homodynam, durch Umbildung der vordersten Kiemenspalten entstanden sei.

Dohrn hat auseinandergesetzt, dass die Lagerung des Wirbelthiermundes eine von dem der Anneliden verschiedene sei, und hat einen Versuch gemacht die *Fossa rhomboidalis* als ein Rudiment des ursprünglichen Mundes, der später rückgebildet wurde, darzustellen; dieser Versuch ist aber entschieden zurückzuweisen. Der äussere Mund des Annelidenembryo liegt am vordersten Ende des Keimstreifens und bei Bildung der Segmente kommt er in die vordere Hälfte des ersten Körpersegmentes zu liegen (vergl. Fig. 7). Die *Fossa rhomboidalis*, die Dohrn als Rest des ursprünglichen Mundes betrachtet, gehört wohl einem viel weiter nach hinten liegenden Segmente an.

Dohrn hat aber in derselben Schrift auf ein anderes Organ andeutungsweise hingewiesen, das mir eine Vergleichung mit

¹ Anton Dohrn, der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels, Leipzig, 1875.

dem Anneliden-Ösophagus zuzulassen scheint: die *Hypophysis cerebri*.

Diese stellt entwicklungsgeschichtlich eine Verwachsung des Ectoderms mit dem Entoderm dar und liegt genau an der Stelle des Annelidenoesophagus, nämlich am vordersten Ende der Gastrularaphe und in Bezug auf die Medullarplatten dicht hinter dem vorderen queren Abschlusse derselben.

Neuerdings hat Kowalewsky eine Theorie über den ursprünglichen Mund der Wirbelthiere aufgestellt¹, die ich in nachfolgenden Zeilen erörtern will. Bei vielen Wirbelthieren wurde die Beobachtung gemacht, dass der letzte Rest des Gastrulamundes, der Rusconische After, so lange offen bleibt, dass er von den Medullarwülsten überbrückt wird, und eine Zeit lang eine offene Verbindung zwischen Medullarrohr und Darmhöhle bildet (*Amphioxus*, *Petromyzon*, *Acanthias*, Stör, Axolotl, Unke). Diese Verbindungsöffnung hält nun Kowalewsky, indem er den Embryo von *Lumbricus* zum Vergleiche herbeizieht, für den alten Oesophagus. Es sollte also nach Kowalewsky das Hinterende der Wirbelthiere dem Vorderende der Anneliden entsprechen.

Die Argumentation Kowalewsky's ist aber unhaltbar, wenn wir den metamerischen Bau der Anneliden und Wirbelthiere, eine ihrer „hervorragendsten Eigenthümlichkeiten“ (Gegenbaur), als von gemeinschaftlichen Almen ererbt betrachten.

Bei den Anneliden folgen auf den Oesophagus die zuerst entwickelten, ältesten Segmente, während die jüngsten am entgegengesetzten Ende des Körpers liegen.

Nach Kowalewsky müsste bei den Wirbelthieren eine Umkehrung dieser Metamerenfolge statthaben. Dadurch würde eine so weitgehende Vergleichung beider Typen wie sie hier vorliegt, im vorhinein abgeschnitten. Ferner lässt Kowalewsky ausser Acht, dass während bei *Lumbricus* thatsächlich der Rest des Gastrulamundes am inneren Ende des Oesophagus persistirt

¹ Kowalewsky, weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus*, Archiv. f. mikr. Anat., Bd. XIII, 2. Heft, 1876.

bei *Clepsine* und *Eua-ves*, wie er ja selbst zuerst beschrieben hat, ein ganz anderes Verhältniss statt hat, welches sich viel leichter auf die Entwicklungsvorgänge bei Wirbelthieren beziehen lässt. Die besprochene Verbindung der Medullarhöhle mit dem Darmcanal lässt sich, meiner Meinung nach aus der sehr zusammengezogenen Entwicklung der Wirbelthiere erklären. Die Schliessung des Gastrulamundes ist bedeutend verzögert, die Bildung des Medullarrohres wahrscheinlich verfrüht, so dass der letzte Rest des Gastrulamundes noch im Medullarrohr eine Zeit lang offen bleibt.

Ich muss hier auch auf die Zeichnung Kowalewsky's, welche die Medullarplatten des *Lumbricus* darstellen soll, näher eingehen (dieselbe Abhandlung, Taf. XVI, Fig. 29). Die Zeichnung ist nach seiner eigenen Darstellung (in Stud. über Würmer und Arth.) eines eben die ersten Segmente bildenden Embryo copirt. Kowalewsky hat in der Copie an Stelle des durchscheinenden mittleren Blattes, also dasselbe bedeckend, zwei Ectodermstreifen als Medullarplatten bezeichnet und den Mundwulst als vorderen Theil derselben betrachtet. Ich muss die irrthümliche Darstellung dieses berühmten Embryologen berichtigen. Erstlich entstehen die Medullarplatten des *Lumbricus* erst in einem späteren Stadium und zwar als schmälere, viel näher der Mittellinie gelegene segmentweise anschwellende Verdickungen des Ectoderms. Dies ist auch aus den Schnitten ersichtlich. Kowalewsky bildet einen Schnitt durch denselben Embryo ab (l. c. Fig. 30 Copie nach Embr. Stud. an Würmern und Arth. Taf. VII, Fig. 19); dieser zeigt dieselben Verhältnisse wie meine Fig. 1; wenn man nun hiezu Fig. 2 vergleicht, so ist gleich zu sehen, dass die bedeutend ausgebreitete Verdickung des oberen Blattes in Fig. 1 nicht den Medullarplatten entspricht, sondern nur den Gegensatz zwischen dem verdickten Ectoderm der Bildungsseite und den platten Zellen des Rückens erkennen lässt. In Betreff des vorderen Theiles der Medullarplatten ist der Irrthum Kowalewsky's noch bedeutender. Er hat den Mundwulst, ein stark prominirendes Organ des Embryo; als den vorderen Theil der Medullarplatten betrachtet; dass dieser aber hiermit gar nichts zu thun hat, wird aus einer Zeichnung klar, die ich zu diesem Zwecke hier beigegeben habe; Fig. 7 stellt das

Vorderende des Keimstreifens eines *Lumbricus* dar, welche die fraglichen Verhältnisse sehr gut erkennen lässt.

Auch ein anderer Irrthum in der Argumentation Kowalewsky's fällt bei Betrachtung dieser Zeichnung sehr ins Auge. Er sagt: „Beim *Lumbricus* so wie bei der Unke und anderen Amphibien umgeben die Medullarplatten die Einstülpungsöffnung“. Nicht die Mundöffnung ist aber der Rest der Einstülpungsöffnung, sondern diese geht in das innere Ende des Oesophagus über (Fig. 7 *eo*), wie ja Kowalewsky selbst beobachtet hat, und dieses ist gewiss nicht von den Medullarplatten umgeben.

Wir können nun zur näheren Betrachtung des Nervensystems der Anneliden und Wirbelthiere übergehen.

Durch die Thatsache, dass bei Anneliden sowohl, als auch bei Wirbelthieren das Nervensystem längs einer Linie entsteht, die der Vereinigungslinie der Randwülste entspricht, wird die homologe Lagerung des Central-Nervensystems beider Thiergruppen bewiesen.

Wenn wir sodann die grosse Uebereinstimmung in der Entwicklung dieses Organsystemes berücksichtigen, welche aus dem ersten Theile dieser Schrift ersichtlich ist, wird es kaum mehr zweifelhaft erscheinen, dass die Central-Nervensysteme der Wirbelthiere und Anneliden in der Gesamtauflage einander homolog seien.

Das Central-Nervensystem der zwei grossen Gruppen von metamerischen Thieren, der Articulaten (Anneliden und Arthropoden) und Vertebraten, nimmt von demselben Gebilde einem aus dem Ectoderm entstandenen Medullarrohre seinen Ursprung. Wir können beide Typen deshalb in eine grosse Gruppe vereinigen, die von einer gemeinschaftlichen Urform abzuleiten ist.

Auf die Abstammung dieser Urform selbst wollen wir hier nicht näher eingehen.

Ihre Beziehungen zu den übrigen Würmern werden sich als dieselben bezeichnen lassen, die man zwischen diesen und den Anneliden angenommen hat. (Vergl. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie, Leipzig, 1874, pag. 148 — 151).

Die Vergleichung des oberen Schlundganglion's der Anneliden mit dem der anderen Würmer findet in dem frühen Auftreten

der Scheitelplatte (älter als die übrigen Theile des Nervensystems) eine Stütze. Auch die vermuthete Beziehung der Längsnervenstämme der Nemertinen zu dem Bauchstrange findet in der Bildung der Seitenstränge (bei den Anneliden) einen weiteren Anhaltspunkt. Man kann die Seitenstränge als die Urtheile des Bauchstranges betrachten.

Die Entwicklung des Bauchstranges bei den Anneliden scheint mir, verglichen mit der des Rückenmarks der Wirbelthiere, den primären Vorgang beibehalten zu haben. Die grosse Einstülpungshöhle und das Zurücktreten der älteren Seitenstränge im Verhältniss zu dem mächtig ausgebildeten Mitteltheil, scheinen secundär erworbene Eigenthümlichkeiten der Wirbelthier-Entwicklung.

Im Nervensystem der Wirbelthiere entspricht dem oberen Schlundganglion der Anneliden derjenige Theil, welcher ontogenetisch aus dem vor der Hypophysis gelegenen, queren Abschlusse der Medullarplatten entstanden ist. Der übrige Theil des Gehirns der Wirbelthiere ist demjenigen Theil des Bauchstranges der Anneliden homolog, der einer entsprechenden Anzahl der vordersten Segmente angehört.

Der Bauchstrang der Anneliden geht im weiteren Verlaufe der Entwicklung durch segmentweise Differenzirung seiner Theile in diejenige Form über, welche wir als Ganglienreihe bezeichnen. Diese Form bildet den Ausgangspunkt für die Classe der Arthropoden. Bei den höheren Arthropoden kommen im oberen Schlundganglion zwei grosse secundäre Ganglien (je eines in den Seitentheilen des Kopfes) hinzu, deren phylogenetische Entstehung wohl durch das Auftreten der grossen zusammengesetzten Augen zu erklären ist. Ich habe in meiner Arbeit über die Arthropoden die irrthümliche Vermuthung aufgestellt, dass schon den Anneliden secundäre Gehirnganglien zukämen.

In Hinblick auf die Entstehung der Ganglienreihe durch secundäre Differenzirung des Bauchstrangs, scheint es wahrscheinlich, dass die Gephyreen, deren einfacher Bauchstrang sogar einen Centralcanal einschliesst, der gemeinschaftlichen Urform viel näher stehen als die Anneliden.

Zum Schlusse dieses Aufsatzes will ich, ohne auf die Ähnlichkeit in der Entwicklung der anderen Organsysteme (Blutgefäße, Urnieren) einzugehen, und ohne solche Einwände zu berücksichtigen, die bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse nicht massgebend sein können (z. B. segmentirte Leibeshöhle der Anneliden)¹, — diejenigen Thatsachen besprechen, welche mit unserer Theorie am schwersten in Einklang zu bringen sind.

Dies ist erstens das Auftreten einer mächtigen Chorda bei den Wirbelthieren. Wenn nun aber schon die Erforschung der Chordentwicklung der Wirbelthiere keineswegs zu einem befriedigenden Abschlusse gekommen ist, so ist andererseits über die Entstehung des Chorda-ähnlichen Organes der Anneliden so wenig bekannt, dass ein Einwurf von dieser Seite zur Zeit nicht von Bedeutung sein kann.

Bedeutendere Schwierigkeiten stellen der Theorie die Organisationsverhältnisse und die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus* und der Ascidien in den Weg. Dies haben schon Dohrn² und Semper³ bei Behandlung desselben Gegenstandes hervorgehoben.

Semper wollte die theoretischen Schwierigkeiten dadurch radical beseitigen, dass er den *Amphioxus* (mit den Ascidien) von den Wirbelthieren entfernt und zu den Molluscen gestellt hat. Doch ist seine Ansicht über die Stellung des viel besprochenen *Amphioxus* sehr mangelhaft, da er vor allem den metamerischen Bau desselben und das Medullarrohr kaum berücksichtigt.

Die Stellung des *Amphioxus* bei den Wirbelthieren ist durch neuere Arbeiten⁴ nur mehr befestigt worden.

¹ Unsere theoretischen Anschauungen über das Mesoderm und die Leibeshöhle, sind besonders durch die jüngste Arbeit Kowalewsky's über die Entwicklung des *Amphioxus* nur noch schwankender geworden, und es ist zur Zeit kaum möglich unseren Vorstellungen bestimmte Umrisse zu geben.

² Dohrn l. c.

³ Semper, Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen.

⁴ Rolph, Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lance.* Morphol. Jahrb. Bd. II. u. Kowalewsky, Weitere Stud. etc. l. c.

Dohrn hat in seiner oben erwähnten Schrift, von der gleichen Nothwendigkeit zu einem Auswege gedrängt, die Idee ausgesprochen, dass der *Amphioxus* und die Ascidien, einem durch Rückbildungsprocesse veränderten Zweige des Wirbelthierstammes abgezweigt seien. Ich muss mich aus Gründen, die ich sogleich auseinandersetzen werde, seiner Anschauung in einigen Punkten anschliessen, wenn ich auch die Einzelheiten seiner Ausführung, besonders viele aufgestellte Homologien, für unrichtig halte.

Dem *Amphioxus* fehlen nach den bisherigen Beobachtungen jene wichtigen Organe, welche wahrscheinlich älter sind als das ganze Nervensystem, nämlich die Urnieren, welchen Umstand schon Sempër hervorgehoben hat¹. Er besitzt ferner eine Kiemenhöhle, deren bedeutende Ausbildung die ganze Körperform merkwürdig modificirt, und von welcher sich das Verhalten bei den anerkannt ältesten Cranioten, den Cyclostomen und Selachiern nicht ableiten lässt. Schliesslich treten in der Entwicklungsgeschichte des Mundes und der Kiemenspalten, sowie in dem Baue des Nervensystems, des Geruchsorgans, des Auges und des Afters merkwürdige Assymetrien auf. Diese Punkte veranlassen mich hauptsächlich zur Annahme einer bedeutenden zum Theil als Rückbildung zu deutenden Abweichung vom Wirbelthierstamme. Die Ascidien, deren nahe Verwandtschaft mit dem *Amphioxus* immer klarer wird, müssen demselben Seitenzweig zugerechnet werden — hauptsächlich auf Grund des Athmungsapparates, der eine gemeinschaftliche Eigenthümlichkeit derselben bildet — ich möchte sie aber keineswegs als den unsegmentirten Ahnen der Wirbelthiere nahestehend auffassen, welche Stellung ihnen nach dem Vorgange Häckel's vielfach zugeschrieben wird.

Wie ich nun auch in wesentlichen Punkten mich den Anschauungen Dohrn's anschliesse, halte ich es doch für ganzlich unbegründet, so weit in der Annahme der Rückbildungen bei

¹ l. c.; Sempër stellt hauptsächlich aus diesem Grunde den *Amphioxus* zu den Mollusken, aber auch diesen sollten ja nach seiner „Urnierentheorie“ den Urnieren homologe Organe nicht fehlen.

Amphioxus und Ascidien zu gehen, wie es Dohrn thut, der dieselben von Fischen (mit Gehirn, Augenblasen u. s. w.) ableiten will,¹ vielmehr glaube ich, dass dieselben weit unten an der Wurzel des Stammbaumes von den Ahnen der Wirbelthiere sich abgezweigt haben.

Noch eines Umstandes will ich erwähnen, der als Einwurf gegen die Theorie gelten kann. Bei der holoblastischen Entwicklung des *Amphioxus* (und der Ascidien) liegt, gerade so wie bei der meroblastischen höherer Wirbelthiere, der Rest der Einstülpungsöffnung (Neurogastral-Canal) am Hinterende des Embryo.

Für letztere war es leicht eine Erklärung dieses Vorganges zu geben; bei *Amphioxus* scheint mir als eine mögliche Erklärung, dass derselbe von einer inäqualen Furchung seiner Ahnen durch Schwinden des Nahrungsdotters zu einer regelmässigen Furchung zurückgekehrt sei, aber die Art der Gastrulaschliessung und den Neurogastral-Canal von diesen Ahnen beibehalten habe.

Ich will mich gegen den Vorwurf wahren, in diesem Punkte zu weit gegangen zu sein. Ich hielt es für meine Pflicht auf diese Thatsache aufmerksam zu machen, aber auch für nothwendig, wenigstens die Möglichkeit einer Erklärung darzuthun und bitte das als den Zweck derselben anzusehen.

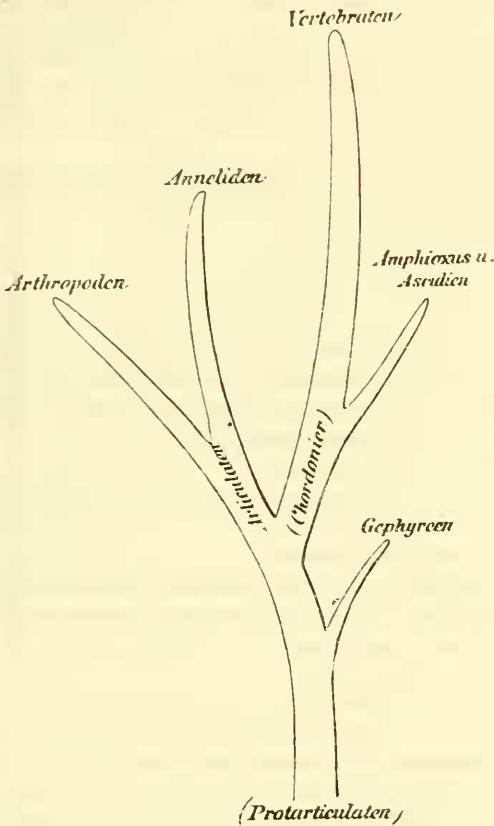
Wenn wir aber die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus* nach dem Vorgange Häckel's für eine solche halten, die am meisten unter allen Wirbelthieren den ursprünglichen (palingenetischen) Gang beibehalten hat, so würde freilich die hier erörterte Theorie umgestossen, die Deutung der Ontogenese des *Amphioxus* aber auf die grössten Schwierigkeiten stossen.

Die Entstehung des Medullarrohres findet früher statt, als die des Mesoderms. Diese eine Thatsache — als palingenetisch angenommen — würde den *Amphioxus* (und mit ihm alle Wirbelthiere) nicht nur den Anneliden, sondern allen anderen Bilateria gegenüberstellen. Sie würde aber auch im Widerspruche

¹ Diese extreme Anschauung Dohrn's trägt wohl am meisten Schuld, dass seine Auseinandersetzungen von verschiedenen Seiten so entschieden abgelehnt wurden.

stehen mit unserer bisherigen Anschauung von der phylogenetischen Entstehung des Nervensystems (als Beziehungsapparat zwischen Haut und Muskelsystem) und schliesslich wohl zu so sonderbaren Ideen führen, wie sie Kowalewsky geäussert hat, der die Entstehung des Central-Nervensystems durch Umbildung (Functionswechsel) aus einem Schenkel eines U-förmig gebogenen Darmeanals zu erklären suchte ¹.

Ich gebe hier das Schema eines Stammbaumes, welches die theoretischen Schlussfolgerungen meiner Auseinandersetzungen am besten versinnlichen wird.



¹ Kow., Weitere Stud. etc., l. c. pag. 201—202.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1—5. Querschnitte aus einem Embryo, in welchem sich in den vordersten Segmenten das Nervensystem schon vollkommen vom Ectoderm gesondert hat, während er in dem hintersten Theile noch den Bau des vollkommen ungegliederten Stadiums besitzt.
- Fig. 1. Querschnitt aus einem der letzten Segmente, welches dem hinteren Drittheil des Embryo angehört. Die Zeichnung stellt das Ectoderm dar, so weit es dem Keimstreifen angehört. Vergr. 450/1.
- Fig. 2. Querschnitt aus einem Segmente der hinteren Hälfte desselben Embryo. Die Medullarplatten sind zur Sonderung gekommen. Vergr. 450/1.
- S* Seitenstränge.
M Boden der Medullarrinne, von einer einfachen Reihe von Zellen gebildet.
Fz platte Flimmerzellen, welche die Anlage des Nervensystems nach aussen bedecken.
- Fig. 3. Querschnitt aus einem Segmente, welches ungefähr der Mitte desselben Embryo angehört. Vergr. 450/1.
- S* Seitenstränge.
M Mittelstrang, von den Zellen gebildet, welche die Wandung der tief eingestülpten Medullarrinne darstellen.
MR Medullarrinne.
- Fig. 4. Querschnitt aus einem Segmente, das dem vorderen Drittheil des Embryo angehört; der Bauchstrang ist vom Ectoderm vollkommen gesondert. Vergr. 450/1.
- S* u. *M* wie früher.
C Einstülpungslumen.
Nl Nerrilemm, von Zellen des mittleren Blattes gebildet.
- Fig. 5. Querschnitt aus einem noch weiter nach vorne gelegenen Segmente desselben Embryo. Die das Nervensystem bedeckenden Epithelzellen sind mit Flimmerhaaren bedeckt. Vergr. 450/1.
- Fig. 6. Querschnitt aus einem der vordersten Segmente eines viel weiter entwickelten Embryo (kurz vor dem Ausschlüpfen). Vergr. 450/1.

- e* Hantepithel.
- m* Muskelschichte.
- C* Einstülpungslumen des Bauchstrangs; die dasselbe begrenzenden Zellen repräsentiren nicht den ganzen Mittelstrang, da er zum Theil mit den Seitensträngen verschmolzen ist.
- G* Ganglienzellen, die durch auswachsende Fortsätze die Längsfaserstränge und die unter dem Einstülpungslumen verlaufende erste Quercommissur bilden.

Fig. 7. Vorderende des ausgebreiteten Keimstreifens einer anderen *Lumbricus*-Species Stadium, in welchem die Medullarplatten sich gebildet haben. Vergr. 40 L.

- S* Scheitelplatte.
- Mp* Medullarplatten.
- R* Medullarrinne.
- W* Mundwulst, durch eine Ectodermwucherung gebildet.
- F* Fliemerrinne, aus den Seitentheilen des Mundwulstes entstanden.
- Oe* Oesophagus, als dünnwandiger Kanal zwischen Ecto- und Entoderm vom Munde nach vorne verlaufend und bis auf den Rücken umbiegend.
- oi* innere Mündung desselben (Rest der Einstülpungsöffnung der Gastrula.)

Fig. 8—16. Kopien nach His und Robin sind zur Vergleichung der Gastrulaschliessung und Keimstreifenbildung beim Wirbelthiere (*Salmo*) und Anneliden (*Clepsine*) zusammengestellt.

Fig. 8. (Kopie nach His) Schematische Zeichnung, um die Bildung des „Embryo“ (Keimstreifen) von *Salmo* durch Verwachsen der Randwülste zu zeigen.

Fig. 9—12. (Kopien nach His). Schematische Zeichnungen, um die Umwachsung des Dotters und Bildung des „Embryo“ bei *Salmo* zu zeigen.

Fig. 13—16. (Copien nach Robin). Darstellung derselben Vorgänge bei *Clepsine*.

- M* Mundwulst.

Fig. 9—16. Buchstabenbezeichnung.

- K* Keimscheibe.
- R* Randwulst.
- E* Embryonalanlage (Keimstreifen).